ПАРАЗИТОЛОГИЯ, X, 3, 1976

УДК 576.895.421 : 591.87

УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ЭПИТЕЛИЯ СРЕДНЕГО ОТДЕЛА КИШЕЧНИКА НИМФ КЛЕЩА HYALOMMA ASIATICUM (ACARINA, IXODIDAE) ВО ВРЕМЯ ПИТАНИЯ

Ю. С. Балашов, А. С. Райхель

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Электронно-микроскопически показано, что в состав эпителия среднего отдела кишечника нимф *H. asiaticum* во время питания входит три типа клеток: резервные, секреторные и пищеварительные. Выявлена специализация пищеварительных клеток на два типа. Клетки 1-го типа способны к двум формам эндоцитоза крови: фагоцитозу и пиноцитозу. В них происходит быстрое внутриклеточное пищеварение в период питания. 2-й тип пищеварительных клеток, доминирующий к концу питания, представлен специализированными клетками, поглощающими лишь гемоглобин. Часть этих клеток длительное время сохраняет внутриклеточный запас гемоглобина.

Морфофизиологические исследования пищеварительной системы и процессов пищеварения у иксодовых клещей имеют исключительное значение для понимания взаимоотношения этих членистоногих с различными патогенными микроорганизмами. В частности, для выяснения возможных путей проникновения возбудителя в кишечные клетки и дальнейшей их диссеминации в организме клеща. Различными методиками световой микроскопии было показано, что кровь, лимфа и продукты разрушения тканей хозяина поступают в средний отдел кишечника клеща, где и проходит весь цикл пищеварения. Полостное пищеварение у клещей ограничивается преимущественно первыми этапами физико-химического изменения пищи (удаление избыточной воды и солей, лизис эритроцитов и др.). Основная роль в усвоении пищи, как и у других паукообразных, принадлежит внутриклеточному пищеварению. Последнее протекает внутри пищеварительных клеток — наиболее многочисленном компоненте кишечного эпителия. Благодаря легкости светооптического выявления гемоглобина и продуктов его разрушения было установлено, что весь процесс его усвоения от начала и до конца протекает внутри одной и той же клетки. В то же время механизмы этого архаичного для многоклеточных животных процесса оставались нераскрытыми. Равным образом оставалось неясным соотношение между пищеварительными клетками, с одной стороны, и резервными и секреторными клетками, также входящими в состав эпителия средней кишки (Балашов, 1957, 1961, 1967; Tatchell, 1964). Детальное изучение этих вопросов оставалось невозможным без применения электронной микроскопии.

При изучении ультратонкого строения среднего отдела кишечника голодных нимф *H. asiaticum* было выяснено, что эпителиальные клетки обладают множеством включений, большинство из которых связано с внутриклеточным перевариванием поглощенной крови. Однако, несмотря на многообразие внутриклеточных структур, выделить какие-либо типы клеток в эпителии средней кишки голодных нимф *H. asiaticum* не удается. Он представлен оставшимися от предыдущего питания пище-

© Издательство «Наука», Паразитология, 1976

варительными клетками, находящимися в малоактивном состоянии (Балашов и Райхель, 1974; Райхель, 1974а). Светооптические данные также свидетельствуют об отсутствии в среднем отделе кишечника голодающих иксодид, активных, готовых к функционированию пищеварительных и секреторных клеток (Балашов, 1957, 1967).

В настоящей статье дана характеристика ультраструктурным особенностям эпителиальных клеток среднего отдела кишечника нимф *H. asiaticum* во время питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали средний отдел кишечника нимф *H. asiaticum* на различных стадиях питания начиная с первого дня до окончания питания (на 6—7-е сутки) с интервалом в одни сутки. Клещей культивировали в лабораторных условиях, кормление проводили на кроликах. Фиксацию, заливку и изготовление ультратонких срезов производили по методике, описанной ранее (Балашов и Райхель, 1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В начале второй стадии питания (через сутки после прикрепления клеща к хозяину) в составе эпителия среднего отдела кишечника нимф *H. asiaticum* удается выделить несколько типов клеток, различающихся по своим ультраструктурным характеристикам.

Клетки 1-го типа (рис. 1, 5) имеют цилиндрическую или кубическую форму, иногда с несколько выпуклой апикальной поверхностью, покрытой микроворсинками. Они обладают крупными округлыми ядрами, занимающими центральную часть каждой клетки. Матрикс цитоплазмы клеток 1-го типа значительно варьирует по плотности, однако в основном умеренно плотный. В цитоплазме располагаются островки гранулярного эндоплазматического ретикулума, занимающие в некоторых клетках значительную площадь. Подобные островки образованы из 6—8 параллельно расположенных цистерн. Кроме того, в цитоплазме имеются гематиновые гранулы (включения $Б_3$) и ламеллярные сферокристаллы ($Б_6$) (Балашов и Райхель, 1974). Базальная плазматическая мембрана данных клеток не образует складок. Большинство клеток как в дивертикулах, так и в желудке в 1-е сутки питания обладают описанным строением.

Ряд клеток, которые мы выделяем как клетки 2-го типа, резко отличаются своей темной плотной цитоплазмой. Форма таких клеток варьирует от уплощенной до булавовидной. Их число наиболее значительно в районе желудка. На полутонких срезах, окрашенных толуидиновым синим, эти клетки выделяются интенсивно окрашивающейся цитоплазмой. В апикальных частях клеток 2-го типа, обладающих выпуклой формой, имеются округлые или овальные мембранноограниченные тела с гомогенным содержимым умеренной электронной плотности (рис. 2, 6). Их размер достигает 1.5—2 мкм. Крупные клетки 2-го типа, имеющие булавовидную форму, заполнены подобными телами. Между ними в цитоплазме встречаются более мелкие электронноплотные гранулы (0.3—0.5 мкм в диаметре). Поверхность клеток 2-го типа покрыта микроворсинками, между которыми располагаются углубления (размером 0.5—1.5 мкм). Мембрана последних не имеет оболочки. Структур, связанных с эндоцитозом (Райхель, 1974б), на поверхности данных клеток не обнаружено. В центральных околоядерных зонах клетки расположены, как правило, параллельными рядами цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума. Они расширены (до 0.08—0.1 мкм) и заполнены веществом умеренной электронной плотности. Преимущественно в центральной части клеток 2-го типа часто встречаются комплексы Гольджи, каждый из них состоит из 5—6 уплощенных цистерн с несколько расширенными концами. Длина цистерн достигает 1 мкм, ширина в центральной части

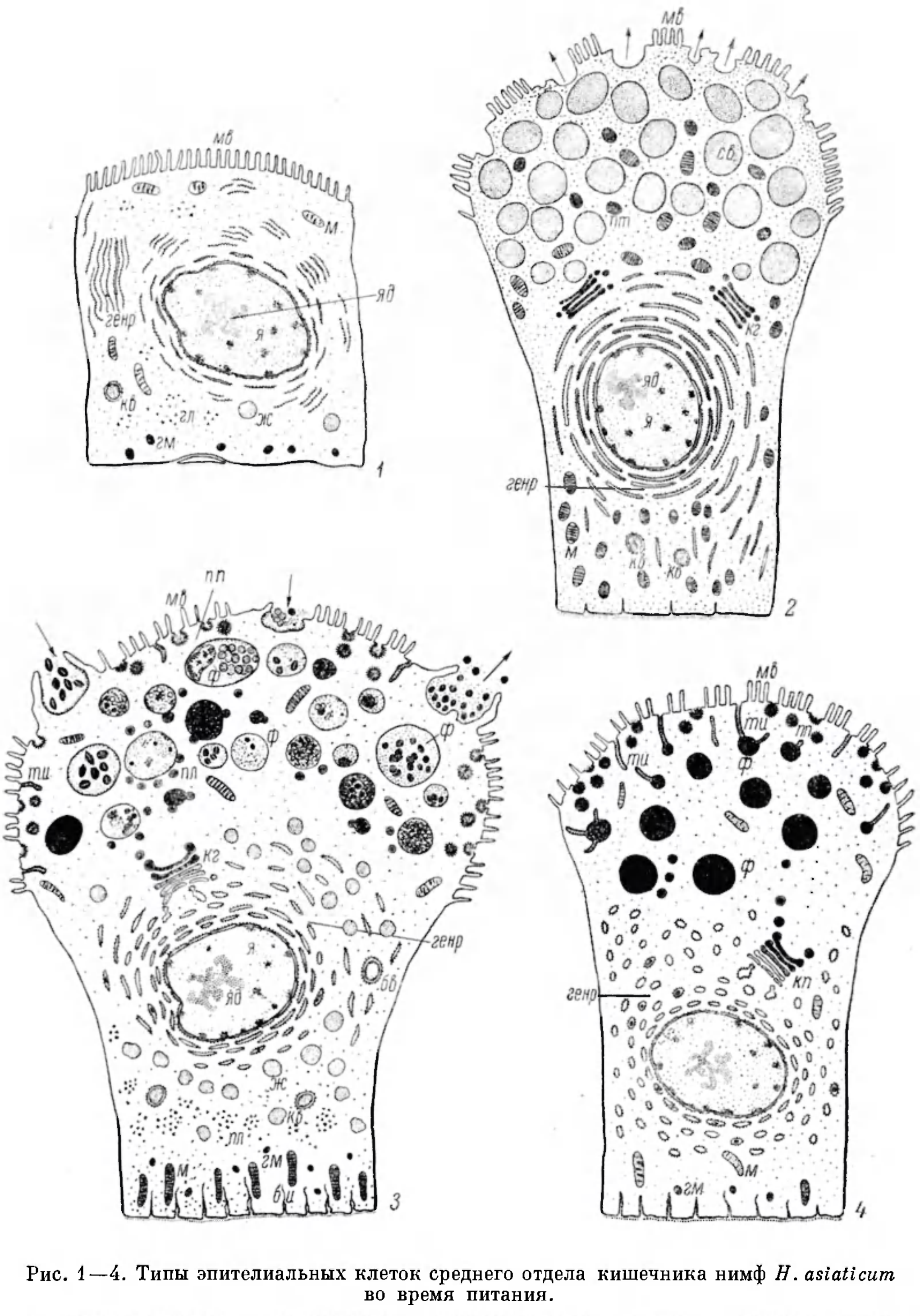

Рис. 1—4. Типы эпителиальных клеток среднего отдела кишечника нимф *H. asiaticum* во время питания.

1 — резервная клетка; 2 — секреторная; 3 — пищеварительная, 1-й тип; 4 — пищеварительная, 2-й тип. *би* — базальные инвагинации; *генр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *гл* — гликоген; *гм* — гематиновые гранулы; *ж* — жировые включения; *кв* — кристаллические включения; *кг* — комплекс Гольджи; *м* — митохондрии; *мв* — микроворсинки; *пл* — первичные лизосомы; *пп* — пиноцитозные пузырьки; *пт* — плотные тельца; *св* — секреторные включения; *ти* — трубчатые инвагинации; *ф* — фагосомы; *я* — ядро; *яд* — ядрышко. Стрелки: 2 — выброс секрета; 3 — фагоцитоз и выброс остаточных тел.

около 0.03 мкм. Кроме того, вокруг цистерн имеются пузырьки около 0.1 мкм в диаметре. В цистернах и пузырьках комплекса Гольджи содержится гомогенное вещество умеренной электронной плотности. В цитоплазме описываемых клеток много митохондрий. Они расположены в различных частях клеток и заполняют промежутки между включениями и гранулами. Митохондрии в данных клетках овальной формы с умеренно плотным матриксом и часто расположенными поперечными кристами. В клетках 2-го типа встречаются тела $Б_6$, достигая в отдельных клетках значительной концентрации. В 1-е сутки питания большинство клеток 2-го типа имеет уплощенную форму, на 2-е — булавовидную.

Клетки 3-го типа обладают умеренно плотной цитоплазмой. Их форма варьирует от столбчатой с немного выпуклой поверхностью до булавовидной. Цитоплазма данных клеток, особенно в околоядерной зоне, заполнена цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума, которые имеют расширенные овальные профили и располагаются неупорядоченно. Здесь же отмечено множество комплексов Гольджи, обладающих ярко выраженной полярностью (Райхель, 1975). Для клеток 3-го типа характерно наличие большого числа мембранноограниченных включений. По составу этих включений и целому ряду других особенностей клетки данного типа подразделяются на две группы.

Клетки, которые мы отнесли к типу 3а, уже в 1-е и 2-е сутки питания имеют булавовидную форму и глубоко вдаются в просвет кишечника (рис. 3, 7). Часть из них не связана со стенкой кишки и свободно расположена в просвете. Однако отторгнутые ли это клетки, либо это часть клетки, представленная на срезе, сказать трудно. Клетки этого типа присутствуют преимущественно в передних дивертикулах и желудке. На апикальной поверхности данных клеток имеется большое число цитоплазматических выростов, окружающих различные гранулы, фрагменты или поврежденные лейкоциты крови хозяина. Подобные же частицы имеются в мембранноограниченных включениях, множество которых заполняет кортикальную зону цитоплазмы клеток типа 3а. Как показали наши исследования (Райхель, 1974б), данные клетки обладают способностью к фагоцитозу, в процессе которого происходит поглощение лейкоцитов, фрагментов других клеток из содержимого кишечника. Кроме того, на поверхности описываемых клеток имеется большое число пузырьков с двусторонней оболочкой на мембране и апикальных трубок. И те, и другие являются специализированными пиноцитозными структурами, поглощающими жидкие компоненты из содержимого кишечника.

Клетки типа 3б содержат в кортикальной зоне цитоплазмы гомогенные включения, как правило, высокой электронной плотности (рис. 4, 5). Число данных клеток в 1-е сутки питания невелико. На их поверхности между микроворсинками имеется множество инвагинаций плазматической мембраны, пузырьков и апикальных трубок, т. е. специализированных пиноцитозных структур. Однако образований, связанных с фагоцитозом на поверхности клеток типа 3б, обнаружено не было.

На 2-е сутки питания у базальной мембраны появляются мелкие клетки, обладающие чертами, свойственными 1-му типу клеток. Многие клетки эпителия средней кишки по своим ультраструктурным особенностям занимают промежуточное положение между 1-му и 3-м типами. В некоторых клетках, обладающих ультраструктурными характеристиками 1-го типа, между микроворсинками заметны инвагинации, а в других появляются пузырьки, апикальные трубки и мембранноограниченные включения. Наряду с появлением данных структур, эндоплазматический ретикулум приобретает строение, характерное для клеток 3-го типа.

К концу вторых, началу третьих суток питания клещей, как правило, в средний отдел кишечника начинает поступать большое количество гемоглобина из лизированных эритроцитов крови хозяина. Содержимое кишечника приобретает высокую электронную плотность. Как в желудке, так и в дивертикулах резко увеличивается число клеток типа 3б. Пиноцитозные структуры на поверхности данных клеток заполнены электронноплотным содержимым (рис. 8). В цитоплазме клеток возрастают число и размеры электронноплотных гомогенных включений. Одни клетки содержат лишь 2—3 темных включения, другие — несколько десятков. В них аккумулируется гемоглобин крови при пиноцитозе. Последний осуществляется с помощью пузырьков и апикальных трубок. Ультраструктурные особенности этого процесса изложены отдельно (Райхель, 1974б).

Клетки типа 3а на 2—3-и сутки питания резко увеличиваются в размерах. В них значительно возрастает число мембранноограниченных включений, большинство из которых имеет гетерогенное содержимое. Как показали специальные исследования с применением цитохимической реакции на кислую фосфатазу, в таких клетках протекает активный процесс внутриклеточного пищеварения (Райхель, 1975), который начинается непосредственно после поглощения компонентов крови. О протекающих в данных клетках процессах пищеварения может свидетельствовать и появление в их цитоплазме большого количества жировых включений, гранул гликогена, отсутствовавших в первые дни питания. Последние морфологически подобны ранее описанным у голодных нимф. В таких клетках заметно увеличивается число включений кристаллической природы: $А_3$, $Б_6$ и $Б_7$, отмеченных в кишечных клетках голодающих нимф (Балашов и Райхель, 1974). В базальных зонах данных клеток появляются гематиновые гранулы ($Б_3$). Базальная плазматическая мембрана образует систему узких складок высотой до 2 мкм, шириной около 0.2—0.3 мкм. В цитоплазматических отсеках между ними располагаются удлиненные митохондрии. Многие клетки типа 3а отличаются наличием значительного количества жировых включений. В части таких клеток они занимают центральную зону цитоплазмы, а в некоторых число жировых включений настолько велико, что они заполняют почти всю цитоплазму. В таких клетках имеется незначительное количество цистерн гранулярного ретикулума и комплексов Гольджи. Между жировыми располагается множество кристаллических включений и гематиновых гранул. В кортикальной зоне цитоплазмы, непосредственно под плазматической мембраной, имеются группы электронноплотных гранул, сходных морфологически с гематиновыми, окруженные мембраной. Некоторые клетки, обладающие отмеченными признаками, выглядят частично разрушенными. В ядрах подобных клеток отсутствуют нуклеолы. Такие клетки либо свободно располагаются в просвете средней кишки, либо находятся в контакте с клетками, обладающими нормальной ультраструктурой.

Конец второй стадии питания (4—6-е сутки). На 4-е сутки питания происходит резкое увеличение количества крови, поступающей в средний отдел кишечника нимфы *H. asiaticum*. При этом кишечник сильно растягивается. Эпителиальные клетки, особенно в боковых и задних дивертикулах, очень уплощены (ширина их около 10 мкм). По своим ультраструктурным особенностям большинство таких клеток соответствует 1-му типу. Как видно на рис. 10, микроворсинки на апикальной поверхности развиты слабо, инвагинации плазматической мембраны, пиноцитозные пузырьки и трубки практически отсутствуют. В отдельных клетках имеются мембранноограниченные включения с электронноплотным содержимым. Цитоплазма данных клеток содержит гранулярный ретикулум, характерный для 1-го типа. Изредка встречаются гематиновые гранулы. Базальная складчатость не выражена.

Уже к началу 5-х суток питания во всех частях средней кишки эпителиальные клетки увеличиваются в размерах. У базальной мембраны появляется множество мелких клеток 1-го типа. Клетки 2-го типа обнаружены в это время не были. Большинство эпителиальных клеток находится на различных стадиях, характерных для 3-го типа. Клетки типа 3а встречаются редко и локализованы в основном в желудке. Они достигают значительных размеров. Цитоплазма данных клеток заполнена включениями с почти не поврежденными лейкоцитами крови хозяина или их гранулами (рис. 11). Ультратонкие особенности этих клеток соответствуют описанным ранее. На поверхности многих клеток имеются образования, связанные с фаго- и пиноцитозом. У крупных клеток, забитых включениями, число данных структур меньше.

Подавляющее число клеток в это время относится к типу 3б, некоторые из них имеют размеры 100 мкм и более (рис. 12). Цитоплазма подобных клеток заполнена крупными (10—15 мкм) включениями с гомогенным содержимым высокой электронной плотности. Между включениями располагаются цистерны гранулярного ретикулума, комплексы Гольджи, кристаллические включения и жировые капли. Апикальная поверхность покрыта микроворсинками. Обращает на себя внимание то, что у описываемых клеток на поверхности отсутствуют пиноцитозные структуры, столь характерные для клеток этого типа.

Базальные зоны большинства клеток в это время имеют многочисленные инвагинации плазматической мембраны, вдоль складок которых ориентировано большое число митохондрий.

К концу питания на третьей стадии (6-е сутки) практически все клетки как в желудке, так и в дивертикулах приобретают строение, описанное выше для клеток типа 3б. Размеры их достигают 150 мкм. Такие клетки заполнены включениями с гомогенным электронноплотным содержимым и занимают почти весь просвет дивертикулов средней кишки. Клетки типа 3а в это время обнаружены не были.

ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе, посвященной гистологическому строению среднего отдела кишечника у иксодоидных клещей, нет единого мнения относительно входящих в него типов эпителиальных клеток. Большинством авторов как у иксодид, так и у аргазид выделяются три типа клеток: резервные, секреторные и пищеварительные. Однако вопрос о том, являются ли данные клетки последовательными функциональными состояниями, либо они (по крайней мере секреторные и пищеварительные) представляют собой необратимо дифференцированные типы клеток, неясен. Одни авторы полагают, что уже у голодных клещей стенка средней кишки построена из трех типов клеток, соотношение между которыми в процессе питания не меняется (Roesler, 1934; Hughes, 1954). Другие исследователи считают, что стенка средней кишки состоит из одного типа клеток, форма и строение которых очень сильно варьируют на различных фазах пищеварения и выполняют как секреторные, так и пищеварительные функции (Till, 1961; Tatchell, 1962, 1964; Chinery, 1974; Gurgis, 1971; Khalil, 1971). По мнению авторов, разделяющих третью точку зрения, как секреторные, так и пищеварительные клетки возникают в начале питания в результате дифференцировки одного и того же типа резервных клеток, причем этот процесс имеет необратимый характер (Балашов, 1957, 1961, 1967; Sonenshine and Gregson, 1970).

В результате электронно-микроскопического исследования в составе эпителия среднего отдела кишечника нимф *H. asiaticum* во время питания также выделено три типа клеток. Клетки, отнесенные к 1-му типу (рис. 1), имеют ряд ультраструктурных черт, характерных для резервных клеток: наличие большого количества свободных рибосом, слабое развитие базальных инвагинаций, отсутствие каких-либо включений. Сходное строение имеют резервные клетки в среднем отделе кишечника насекомых (Smith, 1968; Priester, 1971, 1972). Появление островков гранулярного эндоплазматического ретикулума, увеличение числа митохондрий говорят о начавшейся дифференцировке клеток. Такие же ультраструктурные черты имеют клетки, появляющиеся в период питания у базальной мембраны. Они также представляют собой резервные клетки.

Клетки 2-го типа по своим ультраструктурным характеристикам соответствуют типичным секреторным клеткам. Морфологически сходным строением обладают секреторные клетки в пищеварительном эпителии многих исследованных электронно-микроскопически животных: секреторные клетки пищеварительной железы моллюсков (Owen, 1970; Arni, 1974); так называемые темные (F) клетки хепатопанкриаса ракообразных и мечехвоста, выполняющие секреторную функцию (Bunt, 1968; Weel, 1970; Loizzi, 1971; Talbot et al., 1972; Herman and Preus, 1972). По светооптическим данным, секреторные клетки иксодовых клещей продуцируют гликопротеиновое вещество (Chinery, 1964; Tatchell, 1964; Балашов, 1967; Khalil, 1971). Умеренно плотное гомогенное содержимое гранул в клетках 2-го типа *H. asiaticum* под электронным микроскопом сходно с мукопротеиновым секретом ряда железистых клеток (Neutra and Leblond, 1966; Engster and Brown, 1972). Наличие на поверхности клеток углублений указывает на такой способ секреции, при котором ограничивающая мембрана секреторной гранулы сливается с плазматической мембраной клетки. Он классифицируется как эккриновый тип секреции (Kurosumi, 1961).

Таким образом, эпителиальные клетки 2-го типа *H. asiaticum* представляют собой секреторные клетки и соответствуют таковым, описанным на гистологическом уровне у иксодовых клещей. Следует подчеркнуть, что нам не удалось найти клетки, которые можно было бы интерпретировать одновременно как секреторные и пищеварительные.

Выделенные в эпителии средней кишки клетки 3-го типа представляют собой пищеварительные клетки, осуществляющие внутриклеточное переваривание крови. Полученные нами данные указывают на то, что пищеварительные клетки образуются в результате дифференцировки клеток 1-го типа, т. е. резервных. Под электронным микроскопом выявлено два типа пищеварительных клеток: 3а и 3б.

Клетки типа 3а преобладают в начале питания, они способны к двум формам эндоцитоза крови из содержимого кишечника. Прежде всего они осуществляют фагоцитоз лейкоцитов как целых, так и отдельных фрагментов. Наряду с фагоцитозом данные клетки поглощают жидкие компоненты крови путем пиноцитоза, на что указывает наличие на их поверхности специализированных пиноцитозных структур. Как показали морфологические и цитохимические исследования (Райхель, 1975), в клетках типа 3а протекает активный процесс внутриклеточного пищеварения, который начинается непосредственно с началом эндоцитоза. В результате интенсивного синтетического процесса накапливается большое количество гидролитических ферментов, с помощью которых и осуществляется внутриклеточное переваривание поглощенной крови. В образовавшиеся при эндоцитозе фагосомы ферменты поступают преимущественно при слиянии фагосом с пузырьками Гольджи — первичными лизосомами, в результате чего формируются вторичные лизосомы. Второй путь поступления ферментов в фагосомы — это их слияние со вторичными лизосомами. Образующиеся после окончания цикла пищеварения остаточные тела выбрасываются в просвет кишечника. Уже в первый период питания ряд клеток типа 3а заканчивает свой физиологический цикл и подвергается дегенерации. Клетки типа 3а обнаружены в основном в желудке и передних дивертикулах, т. е. в отделах средней кишки, где ранее всего начинается процесс пищеварения. На световом уровне отмечена миграция пищеварительных клеток на ранних этапах пищеварения в просвет кишечника, что значительно повышает интенсивность усвоения крови (Балашов, 1967). По нашим наблюдениям, к миграции в просвет способны именно клетки типа 3а.

На поверхности клеток типа 3б не обнаружено образований, связанных с фагоцитозом. Этот тип пищеварительных клеток поглощает исключительно жидкое содержимое из полости средней кишки путем пиноцитоза. Последний осуществляется в этом случае также двумя структурами: окаймленными пузырьками и трубчатыми инвагинациями (Райхель, 1974б). Как показывают наши данные, клетки типа 3б связаны с поглощением гемоглобина крови. К концу питания весь кишечный эпителий представлен гипертрофированными клетками типа 3б. Однако в отличие от клеток 3а в них не происходит быстрого усвоения поглощенного гемоглобина в период питания. Данные клетки накапливают крупные включения с гемоглобином, внутриклеточное переваривание которого происходит лишь после питания, в период подготовки к линьке. Таким образом, клетки типа 3б представляют собой специализированный тип пищеварительных клеток, поглощающих и переваривающих гемоглобин крови хозяина. Часть из них служит резервуаром для хранения внутриклеточных запасов гемоглобина.

Литература

Балашов Ю. С. 1957. Гистологические особенности пищеварения у иксодовых и аргасовых клещей. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, 17 : 137—167.

Балашов Ю. С. 1961. Строение органов пищеварения и переваривание крови аргасовыми клещами. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, 20 : 185—225.

Балашов Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л. : 1—320.

Балашов Ю. С. и Райхель А. С. 1974. Ультратонкое строение среднего отдела кишечника голодных нимф Hyalomma asiaticum (Acarina, Ixodidae). Зоолог. журн., 53 (8) : 1161—1168.

Райхель А. С. 1974а. Ультраструктурные особенности пищеварения у иксодового клеща Hyalomma asiaticum. Матер. VII съезда ВЭО, 1 : 251.

Райхель А. С. 1974б. Электронно-микроскопическое изучение эндоцитоза в кишечных клетках иксодового клеща. Цитолог., 16 (12) : 1499—1504.

Райхель А. С. 1975. Электронно-микроскопическое изучение внутриклеточного пищеварения в кишечных клетках иксодового клеща Hyalomma asiaticum. I. Образование первичных и вторичных лизосом. Цитолог., 17 (7) : 748—753.

Arni P. 1974. Zur Feinstruktur der Mitteldarmdruse von Lymnea stagnalis L. (Gastropoda, Pulmonata). Z. Morph. Tiere, 77 (1) : 1—18.

Bunt A. H. 1968. An ultrastructural study of the hepatopancreas of Procambarus clarkii (Girard) (Decapoda, Astacidea). Crustaceana, 15 : 282—288.

Chinery W. A. 1964. The mid-gut epithelium of the tick Haemaphysalis spinigera Neumann 1897. J. Med. Ent., 1 : 206—212.

Engster M. S. and Brown S. C. 1972. Histology and ultrastructure of the tube food epithelium in the phanerozonian starfish, Astropecten. Tissue a. Cell, 4 : 503—518.

Gurgis S. S. 1971. The subgenus Persicargas (Ixodoidea, Argasidae, Argas). 13. Histological studies on A. (P) arboreus. Kaiser., Hoog. a. Kohls. J. Med. Ent., 8 : 648—667.

Herman W. S. and Preus D. M. 1972. Ultrastructure of the Hepatopancreas and Associated Tissues of the Chelicerate Arthropod, Limulus polyphemus. Z. Zellforch.', 134 : 255—271.

Hughes T. E. 1954. Some histological changes which occur in the gut epithelium of Ixodes ricinus female during gorging and up to oviposition. Ann. Trop. Med. and Parasitolog., 48 : 397—404.

Khalil G. M. 1971. Biochemical and physiological studies of certain ticks (Ixodoidea). Incorporation of tritiated tyrosine in the digestive system of nymphal Argas (Persicargas) arboreus (Argasidae). Ann. Entomol. Soc. Amer., 64 : 1149—1154.

Kurosumi K. 1961. Electron microscopic analysis of the secretion mechanism. Intern. rev. cytol., 11 : 1—117.

Loizzi R. F. 1971. Interpretation of crayfish hepatopancreatic function based on fine structural analysis of epithelial cell lines and muscle network. Z. Zellforsch., 113 : 420—440.

Neutra M. and Leblond C. P. 1966. Synthesis of the carbohydrate of mucus in the Golgi complex as shown by electron microscope radioautography of goblet cells from rats injected with glucose-^{3}H. J. Cell Biol., 30 : 119—136.

Owen G. 1970. The fine structure of the digestive tubules of the marine bivalve Cardium elude. Philos. Trans. Roy. Soc. B., 258 : 245—260.

Priester W. de. 1971. Ultrastructure of the Midgut Epithelial Cells in the Fly Calliphora erythrocephala. J. Ultrastr. Res., 36 (5—6): 783—805.

Priester W. de. 1972. Ultrastructural Changes in Developing Midgut Epithelium of Calliphora erythrocephala Meigen. Z. Zellforsch., 129 : 278—289.

Smith D. S. 1968. Insect cells. Their structure and function. Edinburgh : 1—372.

Sonenshine D. E. and Gregson G. D. 1970. A contribution to the internal anatomy and histology of the bat tick Ornithodoros kelleyi Cooley a. Kohls, 1941. 1. The alimentory system. with nobes on the food channel in Ornithodoros denmarki Kohls, Sonenshine and Clifford, 1965. J. Med. Ent., 7 : 46—64.

Roesler R. 1934. Histologische, physiologische und serologische Untersuchungen uber die Verdanung bei der Zeckengattung Ixodes, Latr. Z. Morph. Okol. Tiere., 28 : 297—317.

Talbot P., Clark W. H., Lawrence A. L. 1972. Fine structure of the Midgut epithelium in the developing brown shrimp, Penaeus aztecus. J. Morphol., 138 : 467—486.

Tatchell R. J. 1962. The digestion of blood proteins by the tick, Argas persicus. Parasitolog., 52 : 13—14.
Tatchell R. G. 1964. Digestion in the tick Argas persicus, Oken. Parasitolog., 54 : 423—440.
Till W. M. 1961. A contribution to the anatomy and hystology of the brown ear tick Rhipicephalus appendiculatus Neumann. Mem. Entomol. Soc. S. Africa, 6 : 1—124.
Weel P. B. van. 1970. Digestion in Crustacea. In: Chemical zoology. N. Y., 5 : 97—115.

ULTRAFINE STRUCTURE OF THE MIDGUT EPITHELIUM IN NYMPHS OF THE TICK HYALOMMA ASIATICUM (ACARINA, IXODIDAE)

Yu. S. Balashov, A. S. Raikhel

SUMMARY

The midgut epithelium of *H. asiaticum* nymphs was studied by means of electron microscopy. It has been shown that during feeding the midgut epithelium of the above nymphs consists of three types of cells: reserve, secretory and digestive ones. There have been revealed two types of the digestive cells. The cells of the first type are capable for two forms of blood endocytosis: phagocytosis and pinocytosis. During feeding in these cells takes place fast intracellular digestion. This type of cells dominates at the beginning of feeding. The second type of digestive cells prevailing at the end of feeding is represented by specialized cells consuming only haemoglobin. A certain part of these cells preserves for a long time an intracellular reserve of haemoglobin.

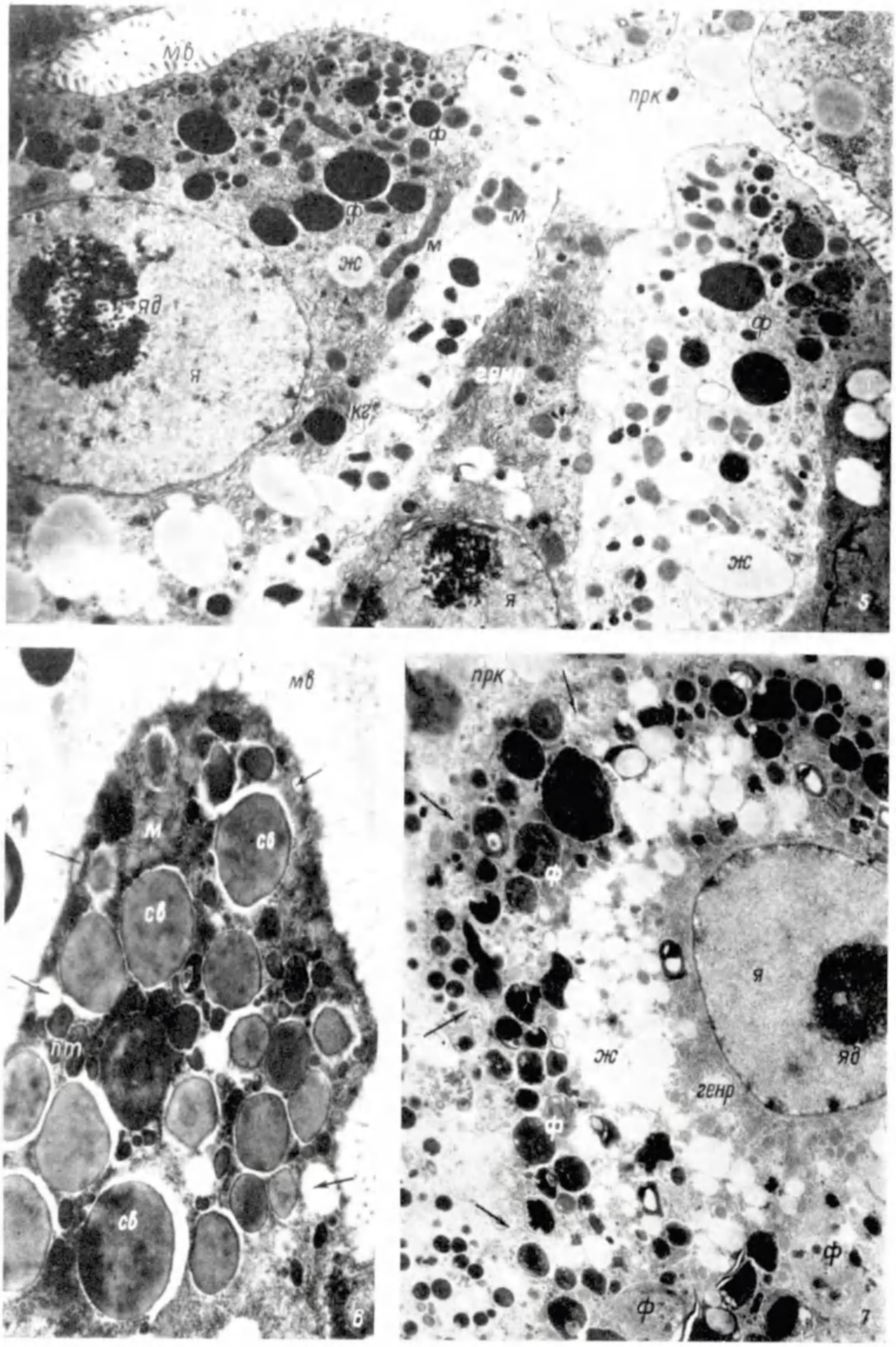

Рис. 5—7. Ультраструктура эпителиальных клеток средней кишки нимф *H. asiaticum* в начале питания.

5 — стенка средней кишки через двое суток питания; 6 — секреторная клетка; 7 — пищеварительная клетка 1-го типа. Увел.: 5 — 8000× 6 — 11 000×; 7 — 7000×. *бм* — базальная мембрана; *генр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *гм* — гематиновые гранулы; *ж* — жировые включения; *кг* — комплекс Гольджи; *м* — митохондрии; *мв* — микроворсинки; *прк* — просвет кишки; *пт* — плотные тельца; *св* — секреторные включения; *ф* — фагосома; *я* — ядро; *яд* — ядрышко. Стрелки: на рис. 6 — место выброса секрета; на рис. 7 — инвагинации плазматической мембраны при фагоцитозе.

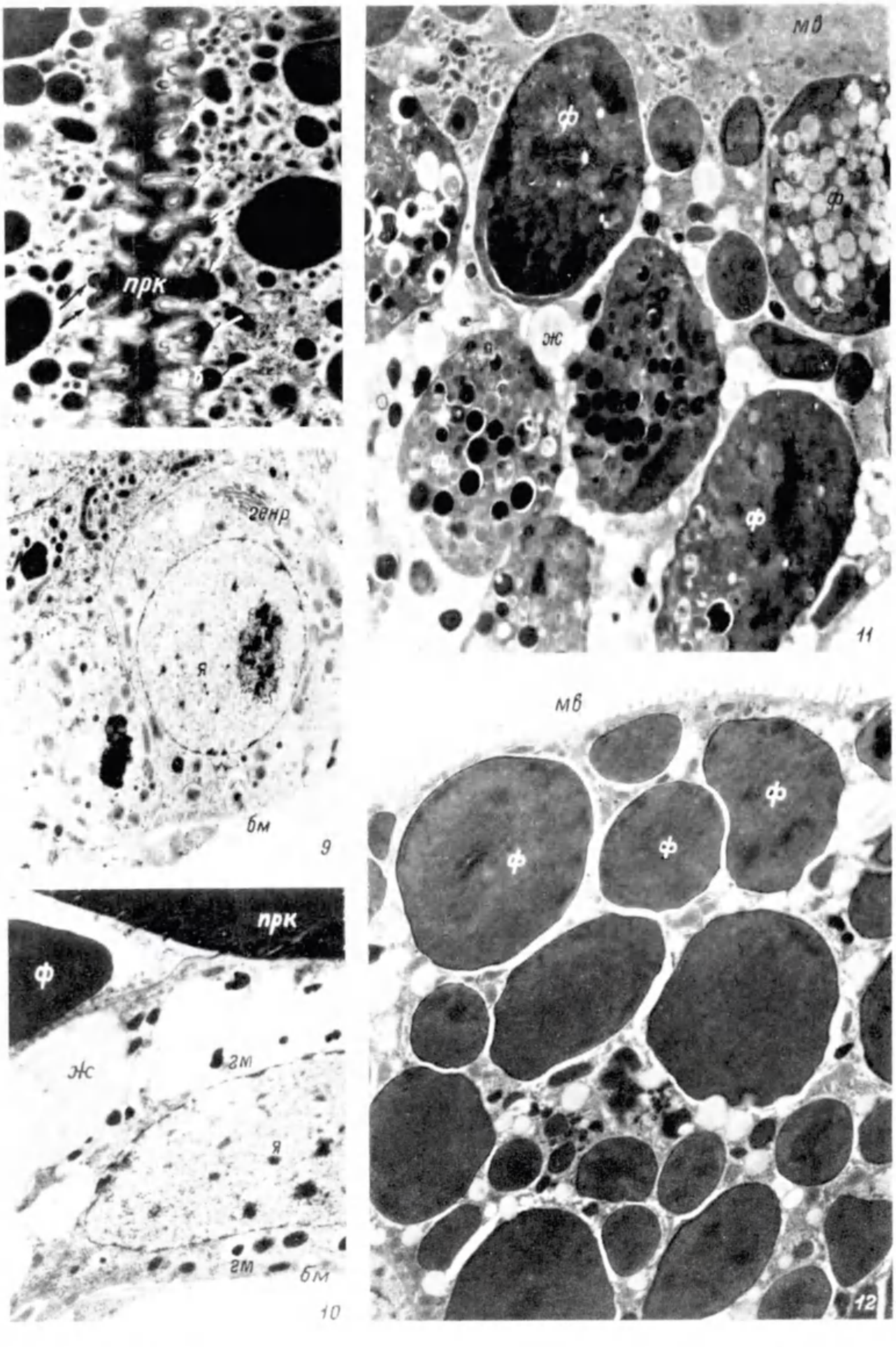

Рис. 8—12. Ультраструктура эпителиальных клеток средней кишки нимф H. asiaticum в конце питания.

8 — поверхность пищеварительной клетки 2-го типа; 9 — резервные клетки у базальной мембраны; 10 — стенка средней кишки во время растяжения; 11 — пищеварительная клетка 1-го типа, заполненная лейкоцитами крови; 12 — пищеварительная клетка 2-го типа, заполненная включениями с гемоглобином. Увел.: 8 — 20 000×; 9 — 6000×; 10 — 10 000×; 11 — 8000×; 12 — 7000×. Стрелки: на рис. 8 — образующиеся пиноцитозные пузырьки. Остальные обозначения такие же, как и на рис. 5—7.